# Neues Salamandridenmaterial von süddeutschen Fundorten

# Von Melitta S. Haller-Probst\*) Mit 11 Abbildungen, 7 Tabellen und 1 Tafel

## Kurzfassung

Umfangreiches Urodelenmaterial aus den Beständen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München, das vorwiegend in Form isolierter Wirbel vorliegt, wird beschrieben und taxonomisch zugeordnet. Dabei konnten aus den oligozänen und miozänen süddeutschen Lokalitäten Möhren 13, 19 u. 31, Ronheim 1, Weißenburg 8, Petersbuch 2, Erkertshofen und Grafenmühle 9 stammend, Chelotriton paradoxus, Mioproteus caucasicus, Salamandra sansaniensis und die Triturus-vulgaris-Gruppe determiniert werden. Erstmals wird auch Chioglossa meini aus dem Unter-Miozän von der Lokalität Erkertshofen 1 beschrieben.

#### Abstract

The Oligocene and Miocene species Chelotriton paradoxus, Chioglossa meini, Mioproteus caucasicus, Salamandra sansaniensis and the Triturus-vulgaris-group are described from the southern German localities Möhren 13, 19 and 31, Ronheim 1, Weißenburg 8, Petersbuch 2 Erkertshofen and Grafenmühle 9. The material is basing mainly on vertebrae from the collection of the BSPM.

#### Inhalt

1.	Einleitung	54
2.	Methodik	54
2.1	Nomenklatur und Meßstecken der Wirbel	55
2.2	Bestimmungshilfe für eurasische Urodelenwirbel	55
3.	Systematik und Beschreibung der bearbeiteten Taxa	59
3.1	Salamandridae: Salamandra sansaniensis LARTET 1851	59
3.2	Salamandridae: Chelotriton paradoxus POMEL 1853	61
3.3	Salamandridae: Triturus-vulgaris-Gruppe LINNAEUS 1758	64
3.4	Salamandridae: Chioglossa meini Estes & Hoffstetter 1976	65
3.5	Proteidae: Mioproteus caucasicus Estes & Darevsky 1975	66
4.	Übersicht der bearbeiteten Lokalitäten und Taxa	68
5.	Diskussion	68
6.	Literatur	71

<sup>\*)</sup> Dr. M.S. Haller-Probst, Institut für Paläontologie und historische Geologie, Universität München, Richard-Wagner-Straße 10, D- 80333 München

# 1. Einleitung

Die Schwanzlurche werden rezent in neun Familien (Cryptobranchidae, Hynobiidae, Proteidae, Amphiumidae, Ambystomatidae, Dicamptodontidae, Plethodontidae, Salamandridae und Sirenidae) differenziert (FROST, 1985 Ed.). Davon sind in Europa und Asien Hynobiidae, Plethodontidae, Proteidae und Salamandridae mit insgesamt elf Gattungen heimisch.

Die überwiegende Mehrheit der heute in Mitteleuropa existierenden Urodelen gehört zu den Salamandriden (Euproctus, Salamandra, Salamandrina, Triturus). Während Euproctus und Salamandrina mit je nur einer Art verbreitet sind, zählen zu Triturus mindestens sieben Taxa mit zahlreichen Unterarten. Salamandra ist mit S. atra und S. salamandra vertreten, von denen neueren genetischen Untersuchungen (DNA-Fingerprinting) zufolge den Unterarten von Salamandra salamandra voraussichtlich künftig Artstatus zuzuschreiben sein wird (Joger, 1995 mdl.). Für den Vergleich mit fossilem Material sind diese Änderungen allerdings von untergeordneter Bedeutung. Darüber hinaus existieren rezent in Mitteleuropa je ein Vertreter der Plethodontidae (Hydromantes italicus) und Proteidae (Proteus anguinus).

Seit dem Känozoikum sind in der Paläarktis sensu Estes, 1981, die Familien Cryptobranchidae Cope 1889, Proteidae Hogg 1838, Batrachosauroididae Auffenberg 1958, Dicamptodontidae (Tihen 1958), Plethodontidae Gray 1850 und Salamandridae Gray 1825 bekannt.

Von deutschen Fundstellen ist die den Cryptobranchiden zugehörige Gattung Andrias belegt. Proteus, Mioproteus und Orthophyia zählen zu den Proteidae, während Palaeoproteus zu den Batrachosauroididae gerechnet wird; die Dicamptodontidae sind mit Geyeriella und Wolterstorffiella vertreten (Estes, 1981; Estes & Schleich, 1994). Verhältnismäßig zahlreiche Fossilbelege existieren von Salamandriden (siehe Tab. 7); hier sind Brachycormus, Chelotriton, Chioglossa, Mertensiella, Palaeopleurodeles, Salamandra, Triturus und Tylototriton zu nennen (Estes, 1981, Hellmund & Böhme, 1987, Schleich, 1985).

### Dank

Für wertvolle Anregungen und Unterstützung bei der Durchführung des Projektes bedanke ich mich bei Herrn Prof. Dr. H. H. Schleich am Institut für Paläontologie und historische Geologie, München. Für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes und den Zugang zum Rasterelektronenmikroskop sei Herrn Prof. Dr. D. Herm, Leiter des genannten Instituts, herzlich gedankt.

Den Herren Prof. Dr. W. BÖHME, Bonn, Dr. U. GRUBER, München und D. FUCHS, München, bin ich für Material und Literatur zu Dank verpflichtet; für technische Unterstützung danke ich Frau R. Liebreich, Herrn Dr. W. Wellnhofer und für Fotoarbeiten Herrn G. Bergmeier. Maßgeblich unterstützt wurde die Arbeit durch die finanzielle Förderung im Rahmen des 2. Hochschulsondergesetzes (HSP II).

#### 2. Methodik

Nachfolgend wird bisher unbestimmtes Urodelenmaterial der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie (BSP) von mehreren süddeutschen Fundstellen determiniert und systematisch zugeordnet. Sämtliches Material liegt in Form isolierter, teilweise fragmentärer Einzelknochen vor; der Großteil besteht aus Wirbeln. Die oft schwierige taxonomische Zuordnung kann in manchen Fällen, z. B. Bei *Triturus*, nur auf Gattungsniveau als gesichert gelten. Die zahlreichen und morphologisch ähnlichen Vertreter von *Triturus* werden nur bis zur Arten-

gruppe determiniert (siehe 3.3). Aus Gründen der Nachvollziehbarkeit für den Leser wurde eine Bestimmungshilfe für eurasiche Urodelenwirbel, basierend auf rezentem Material erarbeitet. Diese ist im Anschluß an die Wirbelnomenklatur wiedergegeben.

#### 2.1 Nomenklatur und Meßstrecken der Wirbel

Folgende Meßstrecken der Praesacralwirbel wurden gemessen:

GL: Gesamtlänge, anteriore Spitze der Praezygapophysen bis zum posterioren Ende der Postzygapophysen

PB: Maximale Entfernung der lateralen Ränder von Prae- und Postzygapophysen (siehe Abb. 1, links oben)

WL: Dorso-cranialer Punkt des Wirbelzentrums, bis caudoventrales Ende desselben

WH: Maximale Höhe des Wirbelzentrums (siehe Abb. 1, links unten)

Auf die Vermessung von Neuralbogendach und Neuralcrista (Abb. 1, rechts oben u. rechts unten) wurde verzichtet, da diese Wirbelteile bei fossilem Material besonders häufig beschädigt sind oder ganz fehlen.

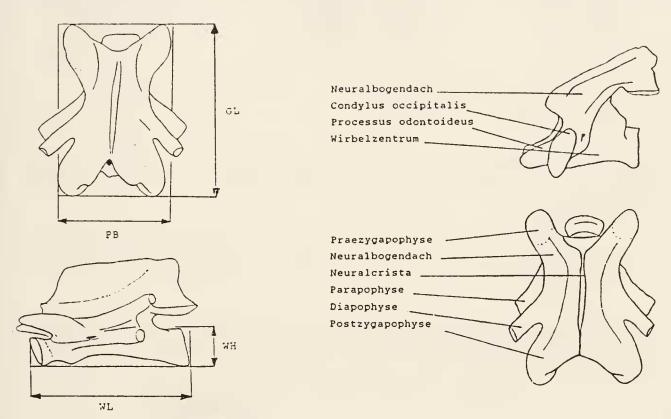


Abb. 1: Wirbelnomenklatur und -meßstecken; links oben: Meßstrecken am dorsalen Wirbel (GL u. PB); links unten; Meßstrecken am lateralen Wirbel (WL, WH); rechts oben: Nomenklatur des Halswirbels (Atlas); rechts unten: Nomenklatur der Rumpfwirbel

#### 2.2 Bestimmungshilfe für eurasische Urodelenwirbel

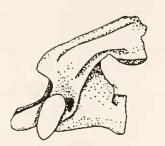
1. Wirbel relativ kurz; Rippen und Querfortsätze fehlen oder sind höchstens rudimentär vorhanden, am anterioren Ende ist ein schaufelartiger Fortsatz (Processus odontoideus) deutlich ausgeprägt (siehe Abb. 2, links)

==> Halswirbel (HW)

Wirbel mehr oder weniger langgestreckt, Wirbellänge nimmt von cranial nach caudal zu; die hinteren Rumpfwirbel sind im Verhältnis zur Höhe stets niedriger als die vorderen, die vordersten sind besonders kurz und tragen gut ausgebildete Muskelansatzflächen. Dadurch wird die besonders im postcranialen Bereich benötigte große Beweglichkeit erreicht. Jungtiere besitzen im Verhältnis kürzere Wirbel als Adulte, auch ist deren Verknöcherungsgrad geringer (TEEGE, 1959). Wirbelquerfortsätze (Parapophyse u. Diapophyse) ausgeprägt, im hinteren Rumpfbereich ist meist nur eine Parapophyse vorhanden (Abb. 2, mitte) ==> Rumpf- oder Praesacralwirbel (RW)

• Wirbel kurz, schmal und im Habitus eckig, in abnehmender Größe vorhanden, Querfortsätze fehlen (können bei den vordersten Schwanzwirbeln ansatzweise noch vorhanden sein), Zapfen- oder Leistenbildungen möglich; siehe Abb. 2, rechts

==> Schwanzwirbel (SW)



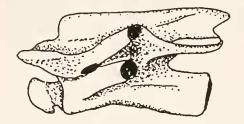
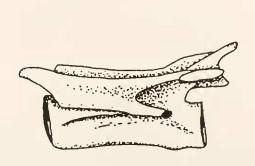




Abb. 2: Wirbeltypen am Urodelenskelett; links: Halswirbel (Atlas), mitte: Praesacralwirbel, rechts: Schwanzwirbel

Zur weiteren taxonomischen Bearbeitung eignen sich besonders der Atlas sowie guterhaltene Praesacralwirbel. Voraussetzung für die Determination ist ist eine möglichst unbeschädigte Neuralcrista.

- 2. Form der Rumpfwirbel hülsenförmig, bikonkav, evtl. mit sanduhrförmigen Einschnürungen auf der Ventralseite (siehe Abb. 3, links), kein Gelenkkopf ausgebildet (amphicoeler Wirbel, Abb. 3, rechts)
  - ==> Proteidae
- Wirbelkörper besitzt cranial einen (knorpeligen) Gelenkkopf, caudal eine entsprechende Gelenkpfanne; Neuralcrista meist gut entwickelt (opisthococler Wirbel, Abb. 2, mitte)
   ==> Salamandridae



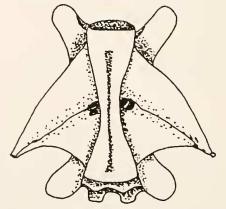
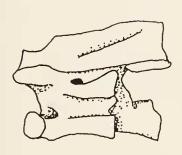
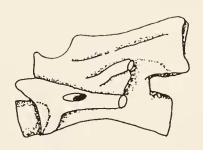


Abb. 3: Amphicoeler Praesacralwirbel *Proteus anguinus* LAURENTI 1786; links: lateral, rechts: ventral, ca. 7,5-fach

Innerhalb der Salamandriden sind unterschiedlichste Ausprägungsstadien des opisthocoelen Wirbels zu finden:

- 3. HW starker Anstieg des Neuralbogendaches
  - ==> 4. Euproctus, Neurergus, Pleurodeles, Triturus
- HW Verlauf des Neuralbogendaches fast waagrecht
  - ==> 5. Mertensiella, Salamandra, Salamandrina
- 4. RW schwach opisthocoel, Praesacralwirbel kurz und kompakt (hohe Beweglichkeit der Männchen im praesacralen Bereich) hohe, gut ausgeprägte annähernd waagrecht verlaufende Neuralcrista mit Aussparung am cranialen Ende (siehe Abb. 4 l) Wirbelmaße (GL): HW <3 mm; RW: 2,5-3,1 mm
  - ==> Euproctus (siehe Abb. 4, links)
- wie oben, Wirbel sehr kräftig, GL(HW): >3 mm; GL(RW): 3-5,8 mm
  - ==> Neurergus (siehe Abb. 2, mitte)
- RW schwach opisthocoel, Wirbel sehr kompakt und groß; dorsal sind Foramina erkennbar, ventral eine sanduhrförmige Einschnürung (Abb. 4, rechts) GL(HW): 4,8-6,4 mm; GL(RW): 4,4-7,4 mm
  - ==> Pleurodeles (siehe Abb. 4, mitte und 4, rechts)





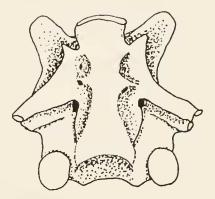


Abb. 4: Praesacralwirbel; links: Euproctus asper (DUGES 1852), ca. 10-fach; mitte: Pleurodeles waltl MICHAHELLES 1830, lateral; rechts: P. waltl, ventral, ca. 6-fach

- Opisthocoelie gut ausgeprägt, Wirbellängen GL(HW): 2,9-4,2 mm; GL(RW): 2,3-5,5 mm, Neuralcrista gut ausgebildet. Die Gattung umfaßt zahlreiche Taxa mit hoher morphologischer Ähnlichkeit. Die osteologische Differenzierung auf Artniveau ist nur mittels Kombination von Wirbel und Schädel- bzw. Extremitätenmaterial möglich
  - ==> Triturus (siehe Abb. 5)





Abb. 5: Praesacralwirbel lateral; links: *Triturus vulgaris* (LINNAEUS 1758), ca. 13-fach; rechts: *Triturus cristatus* (LAURENTI 1768), ca. 11-fach

5. RW Gelenkkopf deutlich entwickelt, sanduhrförmige Einschnürung an der Ventralseite. Die nicht sehr hohe Neuralerista setzt etwa über den Querfortsätzen an und verläuft fast waagrecht

==> Mertensiella (siche Abb. 6)

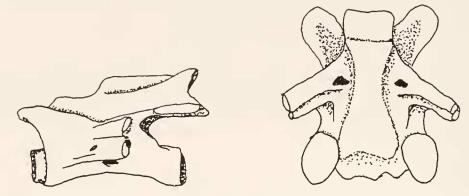


Abb. 6: Praesacralwirbel; links: Mertensiella luschani (Steindachner 1891), lateral; rechts: M. luschani, ventral, ca. 10-fach

• Gelenkkopf deutlich entwickelt, keine ventralen Einschnürungen, kammartige, plattenförmige Neuralcrista, die sich am caudalen Ende gabelt (Abb. 7, rechts), Wirbel sehr klein; Wirbellängen: GL(HW): 1,9-2,2 mm; GL(RW): 1,7-2,3 mm

==> Salamandrina = Salamandrina terdigitata (siehe Abb. 7)

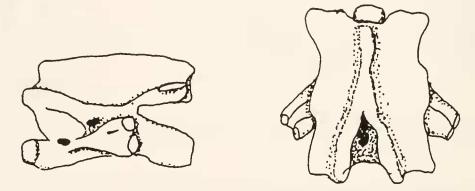


Abb. 7: Praesacralwirbel; links: Salamandrina terdigitata LACÉPÈDE 1788; lateral; rechts: S. terdigitata, ventral, ca. 16-fach

- Gelenkkopf deutlich abgesetzt, ohne plattenförmige Verbreiterungen der Neuralcrista, Wirbel klein, GL(RW) <3,0 mm, Habitus sehr schlank und langgestreckt, auf der Ventralseite befinden sich auffällig große, paarige Foramina
  - ==> Chioglossa = Chioglossa lusitanica (siehe Abb. 8)
- Gelenkkopf nicht deutlich ausgeprägt (Übergangsstadium von Amphicoelie zu Opistocoelie), Wirbel insgesamt etwas abgeflacht; Wirbellängen: GL(HW): 3,5-4,2 mm; GL(RW): 3,3-4,5 mm
  - ==> Salamandra
- an der Ventralseite mit sanduhrförmigen Einschnürungen
  - ==> Salamandra atra (siehe Abb. 9)

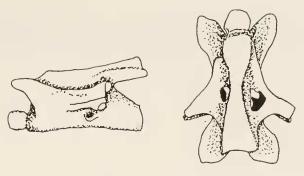


Abb. 8: Praesacralwirbel; links: Chioglossa lusitanica Bocage 1864, lateral; rechts: C. lusitanica, ventral, ca. 10-fach

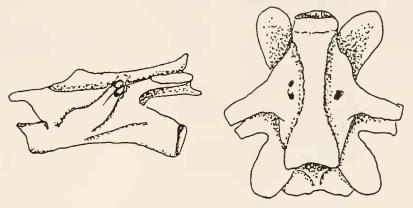
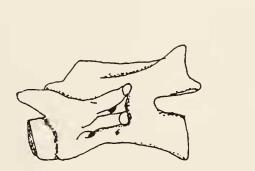


Abb. 9: Praesacralwirbel; links: Salamandra atra Laurenti 1768, lateral; rechts: S. atra, ventral, ca. 10-fach

- wie oben, jedoch ohne ventrale Einschnürung, Wirbel etwas größer: (GL)HW: 4,5-6,2 mm; GL(RW): 4,2-6,6 mm
  - ==> Salamandra salamandra (siehe Abb. 10)



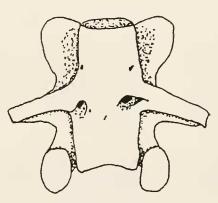


Abb. 10: Praesacralwirbel; links: Salamandra salamandra (LINNAEUS 1758), lateral; rechts: S. salamandra, ventral, ca. 6-fach

# 3. Systematik und Beschreibung der bearbeiteten Taxa

### 3.1 Salamandridae: Salamandra sansaniensis LARTET 1851

Die Gattung Salamandra ist mit S. sansaniensis LARTET 1851 vermutlich seit dem oberen Eozän, sicher aber ab dem unteren Oligozän aus zahlreichen Fundorten Europas belegt (ESTES, 1981). Unter den deutschen Fundstellen sind Herrlingen, Ronheim, Ehingen (mittleres Oligozän), Gussenstadt, Gunzenheim, Gaimersheim (oberes Oligozän), Weisenau, Flörsheim, Grafenmühle 9, Wintershof-Ost, Erkertshofen und Schnaitheim (unteres Miozän) zu nennen (ESTES, 1981).

Neu nachgewiesen werden konnte *S. sansaniensis* von den nachfolgend aufgelisteten Lokalitäten: Möhren 31 und 19 (Unter-Oligozän), Ronheim 1, Möhren 13 (Mittel-Oligozän), Grafenmühle 9 und Erkertshofen 1 (Unter-Miozän):

Lokalität: Ronheim 1, Mittel-Oligozän

Code: 1967 XVIII 2697

Taxa: Salamandra sansaniensis

Material: RW: 27

Stratigrafie: MP22 Villebramar

Lokalität: Möhren 31, Unter-Oligozän

Code: 1983 XV 608

Taxa: Salamandra sansaniensis

Material: RW: 10

Stratigrafie: MP 21 Soumailles

Lokalität: Möhren 13, Mittel-Oligozän

Code: 1972 XI 3819-3821

Taxa: Salamandra sansaniensis Material: RW: 241 z.T. fragmentär,

Stratigrafie: MP 22 Villebramar

Lokalität: Möhren 19, Unter-Oligozän

Code: 1974 XXV 1990

Taxa: Salamandra sansaniensis

Material: HW: 3, RW: 12 Stratigrafie: MP 21 Soumailles

Lokalität: Grafenmühle 9, Unter-Miozän

Code: 1882 XXVI 1

Taxa: Salamandra sansaniensis

Material: RW: 2

Stratigrafie: MN 2 Agenium

Lokalität: Erkertshofen 1, Unter-Miozän

Code: 1962 XIX 4202, 4203 Taxa: Salamandra sansaniensis

Material: RW: 30

Stratigrafie: MN 4 Orleanium

#### Beschreibung des Materials

Die Wirbel von S. sansaniensis sind flach, die Wirbelhöhe der gemessenen Exemplare beträgt 0,9-2,1 mm. Das Neuralbogendach kann leicht konkav verlaufen. Die kräftig gebauten Rückenwirbel sind 3,1-8,0 mm lang, 3,5-6 mm breit und divergieren leicht nach posterior (Tafel 1, 1. Reihe). Das Verhältnis von Wirbellänge zu Wirbelbreite (GL/PB) beträgt für die beiden Halswirbel 0,8 bw. 1,0; für die Rumpfwirbel 1,2-1,4 – mit einer Standardabweichung von σ=0,088 (n=18). Der Quotient aus Wirbellänge und Wirbelhöhe (WL/WH) liegt für die Halswirbel bei 3,0 und 3,7, für die Rumpfwirbel zwischen 2,4 und 4,0; σ=0,435 (Siehe Tab. 1). Die Neuralcrista ist unauffällig, nur ansatzweise ausgeprägt und bleibt stets niedrig. Dagegen sind die fast runden Gelenkköpfe deutlich ausgebildet.

Tab. 1: Wirbelmeßstrecken von Salamandra sansaniensis; n(HW)=2; n(RW)=18; GL/PB (RW): x=1,26;  $\sigma=0,088$ ; WL/WH (RW): x=3,26;  $\sigma=0,435$ 

Fundort	Inventar-Nr.	Wirbel	GL	РВ	WL	WH	GL/PB	WL/WH
Möhren 13	1972 XI 3819-	RW	7.5	5.7	6.3	1.7	1,3	3,7
	3821	RW	7.5	5.8	6.4	1.9	1,2	3,4
		RW	7.2	5.7	5.7	1.9	1,3	3,0
		RW	4.4	3.5	3.6	1.3	1,3	2,8
Möhren 19	1974 XXV 1990	HW	5.8	5.8	6.4	2.1	1,0	3,0
		HW	3.1	3.8	3.3	0.9	0,8	3,7
		RW	8.0	5.9	7.1	1.9	1,4	3,7
		RW	4.4	3.6	3.6	1.0	1,2	3,6
Möhren 31	1983 XV	RW	6.7	5.3	6.2	1.8	1,3	3,4
		RW	5.4	3.9	4.4	1.3	1,4	3,4
		RW	6.6	6.0	5.1	2.1	1,1	2,4
		RW	4.8	4.4	3.4	1.3	1,1	2,6
		RW	4.6	3.5	3.4	1.0	1,3	3,4
		RW	4.8	3.9	3.9	1.3	1,2	3,0
Erkertshofen 1	1962 XIX 4202	RW	7.1	5.2	6.0	1.5	1,4	4,0
		RW	7.3	6.0	6.3	1.9	1,2	3,3
		RW	5.8	4.6	4.8	1.5	1,3	3,2
		RW	6.8	5.2	6.0	1.6	1,3	3,8
		RW	5.2	3.9	3.7	1.5	1,3	2,5
		RW	6.2	5.0	5.0	1.5	1,2	3,3

## 3.2. Salamandridae: Chelotriton paradoxus Pomel 1853

Von Chelotriton sind bislang drei Taxa beschrieben; zu diesen zählt C. robustus WESTPHAL 1979 aus dem eozänen Messel bei Darmstadt, der aufgrund des starken Ossifikationsgrades eine Extremform darstellt. Dessen Wirbel werden von WESTPHAL, 1980 wie folgt charakterisiert:

"Viereckige bis gerundete, sehr breite Neurapophsen-Platten auf dem Processus spinosus. Die Platten benachbarter Wirbel in breitem gegenseitigem Kontakt stehend. Dorsalfläche der Platten mit Grubenskulptur".

Aus dem unteren Miozän (Aquitanian) von Orsberg im Siebengebirge stammt ein komplettes Skelett von C. ogygius (GOLDFUSS 1831) mit unbekanntem Verbleib. Die Merkmalsausprägungen dieses verlorengegangenen Holotypus lassen den eigenen Artstatus zweifelhaft erscheinen. Estes, (1981:76) folgert nach ausführlicher Erörterung des Themas, daß es sich dabei mit größter Wahrscheinlichkeit um einen Vertreter von C. paradoxus handelt.

Die dritte und zugleich häufigste Art, *C. paradoxus* Pomel 1853 ist vom mittleren Eozän bis zum oberen Miozän in zahlreichen europäischen Fundstellen vertreten. Aus dem Oberoligozän von Rott bei Bonn liegt ein vollständiges Skelett vor (Hellmund & Böhme, 1987). Die große Ähnlichkeit des Exemplars mit dem verlorengegangenen, von Meyer als *Heliarchon furcillatus* beschriebenen Typusexemplar, wirft die Frage der Synonymie erneut auf. Die von Herre 1949 als *Tischleriella buddenbrocki*, *T. langi* und *T. remani* beschriebenen Wirbel sind, wie bereits Estes, 1981:72 richtig erkannte, *Chelotriton paradoxus* zuzuordnen. Dasselbe gilt für *Grippiella mohri* Herre 1949.

C. paradoxus wird für die süddeutschen unter-oligozänen Lokalitäten Möhren 19 und Weißenburg 8, aus den mittel-oligozänen Möhren 13 und Ronheim 1 sowie aus den untermiozänen Petersbuch 2 und Erkertshofen 1 beschrieben:

Lokalität: Ronheim, Mittel-Oligozän

Code: 1967 XVIII 2696 Taxa: Chelotriton paradoxus

Material: RW: 2

Stratigrafie: MP 22 Villebramar

Lokalität: Weißenburg 8, Unter-Oligozän

Code: 1966 XXXV 109

Taxa: Chelotriton paradoxus

Material: RW: 1

Stratigrafie: MP 19 Escamps

Lokalität: Möhren 13, Mittel-Oligozän

Code: 1972 XI 3816-3818
Taxa: Chelotriton paradoxus

Material: HW: 2, RW: 31, Schädelfragment: 1

Stratigrafie: MP 22 Villebramar

Lokalität: Möhren 13, Mittel-Oligozän

Code: 1972 XI 3805-3808 Taxa: *Chelotriton paradoxus* 

Material: HW: 4, RW: 161 SW: 2; 45 Fragmente v. Schädelknochen

Stratigrafie: MP 22 Villebramar

Lokalität: Möhren 19, Unter-Oligozän

Code: 1974 XXV 1991-1992 Taxa: *Chelotriton paradoxus* 

Material: RW: 2, HW: 1, Schädelfragment (1 Tympanicum)

Stratigrafie: MP 21 Soumailles

Lokalität: Petersbuch 2, Unter-Miozän

Code: 1976 XXII

Taxa: Chelotriton paradoxus
Material: HW: 23, RW: 199
Stratigrafie: MN 4 Orleanium

Lokalität: Erkertshofen 1, Unter-Miozän

Code: 1962 XIX 4204

Taxa: Chelotriton paradoxus

Material: HW: 6, RW: 38 Stratigrafie: MN 4 Orleanium

#### Beschreibung des Materials

Die Rumpfwirbel von *Chelotriton* sind 3,0-7,8 mm lang (GL) und 2,4-6,6 mm breit (PB); die Halswirbel messen 2,3-4,2 mm Gesamtlänge und 2,5-4,6 mm maximale Postzygapophysenbreite (siehe Tab. 2). Der Quotient aus Gesamtlänge und Postzygapophysenbreite (GL/PB) beträgt beim Halswirbel 0,8-1,0 (n=8), x=0.91;  $\sigma=0.093$ ; beim Praesacralwirbel 0,9-1,5 x=1.23;  $\sigma=0.139$ . Der Quotient aus Wirbellänge und -höhe (WL/WH) liegt beim Halswirbel zwischen 2,0 und 2,5 bei einem arithmetischen Mittelwert x von 2,28; die Standardabweichung  $\sigma$  beträgt 0,179. Für die Praesacralwirbel betragen diese Werte 2,4-3,5; x=2.96;  $\sigma=0.368$  (Siehe Tab. 2).

Tab. 2: Wirbelmeßstrecken von Chelotriton paradoxus; n(HW)=8; n(RW)=30;GL/PB (HW): x=9,912,  $\sigma$ =0,093; GL/PB (RW): x=1,23;  $\sigma$ =0,139; WL/WH (HW): x=2,28;  $\sigma$ =0,179; WL/WH (RW): x=2,96;  $\sigma$ =0,368

Fundort	Inventar-Nr.	Wirbel	GL	РВ	WL	W11	GL/PB	WL/WI
Möhren 13	1972 XI 3805-3808	HW	2.3	2.9	2.5	1.0	0,8	2,5
		HW	2.7	2.5	2.7	1.3	1,1	2,1
		RW	3.8	3.0	3.3	1.0	1,3	3,3
		RW	3.2	3.0	3.1	1.3	1,1	2,4
		RW	3.3	2.4	3.0	0.9	1,4	3,3
		RW	3.4	2.6	3.0	1.1	1,3	2,7
		RW	3.4	2.5	3.3	1.3	1,4	2,5
		RW	3.5	2.7	2.9	1.0	1,3	2,9
		RW	3.6	2.9	3.4	1.3	1,2	2,6
		RW	3.3	2.9	3.1	1.3	1,1	2,4
		RW	3.4	2.7	3.3	1.3	1,3	2,5
		RW	3.0	2.6	3.0	1.0	1,2	3,0
Petersbuch 2	1976/XXH	HW	3.4	4.1	3.6	1.7	0,8	2,1
		HW	3.5	4.0	3.5	1.5	0,9	2,3
		HW	4.1	4.4	4.1	1.8	0,9	2,3
		HW	3.9	4.0	3.6	1.8	1,0	2,0
		HW	4.1	4.6	4.3	1.7	0,9	2,5
		HW	4.2	4.6	4.4	1.8	0,9	2,4
		RW	5.4	4.4	5.2	1.6	1,2	3,3
		RW	5.6	4.7	5.7	2.1	1,2	2,7
		RW	6.4	5.5	5.7	1.8	1,2	3,2
		RW	7.1	5.1	6.6	1.8	1,4	3,7
		RW	7.5	4.9	7.0	2.1	1,5	3,3
		RW	7.1	5.5	6.3	1.8	1,3	3,5
		RW	7.8	5.7	6.8	2.2	1,4	3,1
		RW	7.8	6.6	7.3	2.4	1,2	3,0
		RW	7.2	6.6	5.9	2.1	1,1	2,8
		RW	8.0	6.3	7.4	2.1	1,3	3,5
		RW	5.8	4.4	5.4	1.7	1,3	3,2
		RW	6.8	5.1	5.9	1.9	1,3	3,1
		RW	6.8	5.1	6.2	1.8	1,3	3,4
		RW	5.8	4.8	4.9	1.7	1,2	2,9
		RW	4.1	4.4	4.0	1.6	0,9	2,5
		RW	5.8	4.3	5.0	1.5	1,3	3,3
		RW	4.4	3.9	4.7	1.6	1,1	2,9
		RW	4.8	4.7	4.4	1.8	1,0	2,4
		RW	4.7	4.6	4.3	1.6	1,0	2,7
		RW	4.2	4.1	4.0	1.5	1,0	2,7

Die Wirbel sind kräftig gebaut und deutlich opisthocoel, mit gut entwickeltem Wirbelkopf. Sie sind gekennzeichnet durch einen hohen Verknöcherungsgrad und die hohe, gerade verlaufende Neuralchrista, die sich zum posterioren Ende gabelförmig verbreitert (Tafel 1, Reihe 2). Die Knochenplatte kann nach caudal dreieckig oder leicht herzförmig verbreitert sein. Die Neuralcrista trägt an ihrem distalen Ende stark verbreiterte, für *Chelotriton* charakteristische rugose Knochenplatten.

Die Oberflächenbeschaffenheit dieser Neurapophysenplatten kann pustulös, stoppelig, noppenartig oder fast stachelig sein; ihr Habitus hängt stark vom Erhaltungszustand der Wirbel ab. Parapophyse und Diapophyse sind kräftig entwickelt und durch eine Knochenlamelle miteinander verbunden.

Die Funde aus Erkertshofen sind größer und kräftiger, als die Wirbel aus Möhren und besitzen eine sehr starke Skulptur auf den Neurapophysenplatten, die an *C. robustus* denken läßt. Bei den *C. paradoxus*-Wirbeln aus Möhren 13 (MH1) sind von stark rugos bis fast glatt alle Übergangsstadien vertreten. Leider sind bei den Fragmenten aus Erkertshofen keine Extremitäten - oder Schädelelemente erhalten, die wesentlich zur systematischen Zuordnung beitragen könnten. Westphal, 1980 erwähnt Skulpturen auf den Extremitätenknochen als Charakteristikum für *C. robustus*. Die Wirbel von Erkertshofen I werden daher *C. paradoxus* zugeordnet.

Das Material von Wintershof-West, bereits 1896 von HERRE als *Tischleriella buddenbrocki* beschrieben, wurde 1974 von Estes als *Chelotriton* zugehörig erkannt. Dasselbe gilt für *Tischleriella langi*. Aufgrund des mittlerweile vorliegenden, wesentlich reichhaltigeren Materials konnte nachgewiesen werden, daß beide "Arten" innerhalb der morphologischen Variationsbreite von *C. paradoxus* liegen und somit diesem als synonym anzusehen sind (Estes, 1981:74).

# 3.3 Salamandridae: Triturus vulgaris-Gruppe LINNAEUS 1758

Aufgrund der vergleichsweise hohen Artendiversität und der großen morphologischen Ähnlichkeiten sind einige rezente *Triturus*-Arten nur anhand der Skelette differenzierbar, insbesondere der Erhaltungsgrad des Schädels ist dabei von großer Bedeutung. Umso schwieriger ist eine sichere Diagnose fossilen Materials, von dem meist, wie auch in vorliegendem Fall, nur isolierte Fragmente vorliegen. Mittels Wirbelgröße und kombinierter Merkmalsausprägungen von Wirbellänge/-höhe sowie Höhe und Form der Neuralerista können diese der *Triturus-vulgaris*-Gruppe zugeordnet werden. Neben *T. vulgaris* werden auch *T. boscai* und *T. helveticus* zu dieser Gruppe gerechnet. Rezent existieren in Mitteleuropa nur *T. helveticus* und *T. vulgaris*, das Vorkommen des letzteren wird aus dem oberen Pleistozän von Posede, Neubrandenburg erwähnt (BOHME, 1983). Von den beiden anderen *Triturus*-Arten sind meines Wissens keine tertiären Nachweise aus Mitteleuropa bekannt.

Lokalität: Möhren 13, Mittel-Oligozän

Code: 1972 XI 3810-3815

Taxa: Triturus-vulgaris-group, T. ?vulgaris
Material: HW: 2 RW: 73, z.T. fragmentär

Stratigrafie: MP 22 Villebramar

Lokalität: Erkertshofen 1, Unter-Miozän

Code: 1962 XIX 4204

Taxa: Triturus-vulgaris-group, Triturus ?vulgaris

Material: RW: 23

Stratigrafie: MN 4 Orleanium

Lokalität: Erkertshofen 1, Unter-Miozän

Code: 1962 XIX 4206 Taxa: *Triturus sp.* 

Material: 1 Maxillare, fragmentär m. Zahnbasen

Stratigrafie: MN 4 Orleanium

### Beschreibung des Materials

Aus Möhren 13 und Erkertshofen 1 stammen Rückenwirbel, die aufgrund der Wirbelgröße (WL:2,7-3,6 mm; PB:1,9-3,0 mm; GL/PB=1,1-1,4; x=1,29; σ=0,151; WL/WH=2,9-4,1 x=3,54 σ=0,348), der hohen Neuralcrista und der gut ausgeprägten Gelenkköpfe eindeutig der Gattung *Triturus* zugeordnet werden können (siehe Tab. 3). Die relativ kurze, kompakte Form der Wirbel und die auf der Ventralseite sehr stark ausgeprägten Foramina des Materials aus Erkertshofen (BSP 1962 XIX 4205) deuten auf *T. vulgaris* (LINNAEUS 1758) hin (Tafel 1, Reihe 3 u. 4). Die Vermessung der nur wenigen, gut erhaltenen Wirbel aus Möhren 13 und Erkertshofen 1 (n=9) erbrachte jedoch keinen Befund, der eine sichere taxonomische Einordnung zuläßt.

Tab. 3: Wirbelmeßstrecken von *Triturus ?vulgaris*; n=9; GL/PB (RW): x=1,29;  $\sigma$ =0,151; WL/WH (RW): x=3,54;  $\sigma$ =0,348

Fundort	Inventar-Nr.	Wirbel	GL	PB	WL	WH	GL/PB	WL/WH
Möhren 13	1972 XI 3810-	RW	3.5	2.6	3.3	0.9	1,3	3,7
	3815	RW	3.0	1.9	2.6	0.8	1,6	3,3
		RW	3.2	2.7	3.1	0.9	1,2	3,4
		RW	3.2	3.0	2.9	1.0	1,1	2,9
		RW	3.5	2.7	3.0	0.9	1,3	3,3
		RW	2.7	2.5	2.7	0.7	1,1	3,9
Erkertshofen 1	1962 XIX	RW	3.2	2.3	3.1	0.9	1,4	3,4
	4206	RW	3.6	2.7	3.4	0.9	1,3	3,8
		RW	3.4	2.6	2.9	0.7	1,3	4,1

Die Wirbel von rezenten *T. vulgaris* ähneln in Form und Größe sehr stark denen von *T. boscai* und *T. helveticus*; genannte Taxa werden daher üblicherweise zur *Triturus-vulgaris*-Gruppe zusammengefaßt. Deren sichere osteologische Unterscheidung ist nur in Kombination von Schädeln und Wirbeln gemeinsam möglich (siehe HALLER-PROBST & SCHLEICH, 1994). Da *T. boscai* rezent jedoch nur auf der Iberischen Halbinsel verbreitet ist und keine jungtertiären Nachweise aus Deutschland beschrieben sind, handelt es sich bei dem genannten Material mit einiger Wahrscheinlichkeit um *T. vulgaris*.

## 3.4 Salamandridae: Chioglossa meini Estes & Hoffstetter 1976

Das Verbreitungsgebiet der Gattung mit der einzigen Art C. lusitanica BOCAGE 1864 ist rezent auf Teile Portugals und Nordwestspaniens beschränkt (FROST, 1985; RIMPP, 1978). Fossil ist die Gattung bisher mit C. meini ESTES & HOFFSTETTER 1976 aus dem oberen Oligozän von Gaimersheim und aus dem mittleren Miozän von La Grive-Saint-Alban, Frankreich, beschrieben. Nach ESTES (1981) handelt es sich bei C. meini um eine klassische "low density species", die zwar in geringer Anzahl von Exemplaren, jedoch verhältnismäßig weit verbreitet war

Anhand des vorliegenden Wirbelmaterials konnte C. meini aus Erkertshofen 1 nachgewiesen werden.

Lokalität: Erkertshofen 1, Unter-Miozän

Code: 1962 XIX 4207
Taxa: Chioglossa meini
Material: RW: 9, SW: 1
Stratigrafie: MN 4 Orleanium

## Beschreibung des Materials

Die Wirbel von Chioglossa sind klein, zierlich und deutlich langgestreckt. (Tafel 1, Reihe 5). Die Gesamtlängen (GL) des bearbeiteten Materials betragen 2,6-3,2 mm, die maximalen Postzygapophysenbreiten (PB) 1,0-1,8 mm. Der Quotient aus Gesamtlänge und Postzygapophysenbreite (GL/PB) beträgt beim Praesacralwirbel 1,6-2,9 x=1,91;  $\sigma$ =0,208. Der Quotient aus Wirbellänge und -höhe (WL/WH) variiert relativ stark, zwischen 3,1 und 4,0 bei einem arithmetischen Mittelwert x von 3,59; n=5; entsprechend ist die Standardabweichung vergleichsweise hoch:  $\sigma$ =0,406 (siehe Tab. 4). Vom genannten Material waren nur fünf Wirbel soweit unversehrt, daß sie für Messungen in Frage kamen. Aufgrund dieses geringen Materialumfanges sind die statistischen Aussagen mit entsprechendem Vorbehalt zu betrachten, da nicht unbedingt repräsentativ.

Die langen, zipfelförmigen Praegygapophysen bilden zusammen ein V und lassen den darunterliegenden Gelenkkopf auch von dorsal sichtbar werden. Dieser ist gut ausgeprägt, deutlich abgesetzt und kann je nach Erhaltungszustand von eckiger bis fast kugelförmiger Gestalt sein. Die Neuralcrista verläuft gerade und steigt von anterior nach posterior nur mäßig an. Auf der Ventralseite sind zwei deutlich ausgeprägte, große Foramina sichtbar.

Vergleichende Messungen an der morphologisch überaus ähnlichen, rezenten Form, *C. lusitanica* erbrachten Wirbellängen (n=9) von 2,4-2,9 mm und -breiten von 1,1-1,5 mm. Die Länge des Wirbelkörpers beträgt 2,2-2,6 mm, dessen Höhe 0,6-0,7 mm. Der Quotient GL/PB liegt zwischen 1,7 und 2,4; x= 1,91;  $\sigma$ =0,208. WL/WH reicht von 3,6 bis 4,3, mit  $\sigma$ =0,333; x=3,96.

Tab. 4: Wirbelmeßstrecken von *Chioglossa meini* (n=5) GL/PB: x=1,93;  $\sigma$ =0,489; WL/WH: x=3,59;  $\sigma$ =0,406 und *C. lusitanica* (n=9) GL/PB: x=1,91;  $\sigma$ =0,208; WL/WH: x=3,96;  $\sigma$ =0,333

Fundori	Inventar-Nr.	Wirbel	GL	РВ	WL	WH	GL/PB	WL/WH
Erkertshofen 1	1962 XIX 4207	RW	2.9	1.0	2.6	0.8	2,9	3,3
	1,0011111	RW	3.2	1.8	2.5	0.7	1,8	3,6
		RW	3.0	1.7	2.2	0.7	1,8	3,1
		RW	2.6	1.6	2.4	0.6	1,6	4,0
		RW	2.6	1.6	2.4	0.6	1,6	4,0
C. lusitanica		RW	2.6	1.5	2.4	0.6	1,7	4,0
		RW	2.4	1.4	2.3	0.6	1,7	3,8
		RW	2.6	1.1	2.2	0.6	2,4	3,7
		RW	2.7	1.3	2.4	0.7	2,1	3,4
		RW	2.7	1.4	2.6	0.6	1,9	4,3
		RW	2.7	1.4	2.6	0.6	1,9	4,3
		RW	2.7	1.5	2.5	0.6	1,8	4,2
		RW	2.7	1.5	2.6	0.6	1,8	4,3
		RW	2.9	1.5	2.5	0.7	1,9	3,6

#### 3.5 Proteidae: Mioproteus caucasicus Estes & Darevsky 1975

Bisher ist *Mioproteus* der einzige, aus dem Miozän Europas nachgewiesene Vertreter der Proteidae. Eine zweite Art, *Mioproteus wezei*, ist aus dem oberen Pliozän Polens beschrieben (MLYNARSKI et al., 1984). *M. caucasicus* wurde ursprünglich aus der Kaukasus-Region Rußlands sowie Ost-Kazakhstans bekannt (ESTES & DAREVSKY, 1978) und konnte in jüngerer Zeit auch für mehrere deutsche Fundstellen nachgewiesen werden; dazu zählen Ambach, Dieshof, Hitzhofen, Oggenhof und Unterhausen (ESTES & SCHLEICH, 1994; SCHLEICH, 1985). Die Liste der süddeutschen Fundorte kann hiermit um die Lokalität Erkertshofen 1 erweitert werden:

Lokalität: Erkertshofen 1, Unter-Miozän

Code: 1962 XIX 4208

Taxa: Mioproteus caucasicus

Material: RW: 27 HW: 1 Stratigrafie: MN 4 Orleanium

## Beschreibung des Materials

Die kräftigen Wirbel von *Mioproteus* sind deutlich amphicoel, mit teilweise erhaltenen, scheibenförmigen Verknöcherungen am caudalen Cotylus (Tafel 1, Reihe 5). Die Wirbelmaße des untersuchten Materials aus Erkertshofen 1 (n=9 RW) betragen 2,2 bis 4,6 mm GL und 2,2-3,4 mm PB; der Quotient GL/PB beträgt 1,2-1,5; x=1,31;  $\sigma$ =0,087; Die Länge des Wirbelkörpers beträgt 2,1-3,3 mm, die Höhe desselben 0,9-1,5 mm WL/WH=2,2-3,0 x=2,61;  $\sigma$ =0,256 (siehe Tab. 5). Der Wirbelkörper weist von lateral betrachtet eine deutlich konkave Wölbung auf, während er bei *Proteus* ganz gerade verläuft.

Die Maße des Materials aus Erkertshofen 1 (MN 4 Orleanium) liegen deutlich niedriger als Vergleichswerte aus Oggenhof (MN 6), Dieshof (MN 6), Unterhausen (MN 5-6), Ambach (MN 5) und Hitzhofen (MN 5), deren Wirbelkörper 2,8-8,0 mm messen (siehe Estes & Schleich, 1994). Ob es sich bei dem Material aus Erkertshofen um ein subadultes Exemplar handelt oder ob die unterschiedlichen Meßwerte durch das höhere Alter der Erkertshofener Wirbel bedingt sind, kann aufgrund des geringen Materialumfanges nicht entschieden werden (siehe 5.).

Tab. 5: Wirbelmeßstecken von Mioproteus caucasicus n(RW)=9; GL/PB (RW): x=1,31;  $\sigma=0,087$ ; WL/WH(RW): x=2,61;  $\sigma=0,256$ 

Fundort	Inventar-Nr.	Wirbel	GL	РВ	WL	WH	GL/PB	WL/WH
Erkertshofen	1962 XIX 4208	HW	2.2	2.2	2.1	1.0	1,0	2,1
		RW	3.9	3.0	3.3	1.3	1,3	2,5
		RW	4.0	2.7	2.5	1.0	1,5	2,5
		RW	3.1	2.3	2.5	0.9	1,3	2,8
		RW	3.4	2.6	3.0	1.0	1,3	3,0
		RW	3.1	2.5	2.7	0.9	1,2	3,0
		RW	3.5	2.6	2.6	1.0	1,3	2,6
		RW	3.8	2.9	3.3	1.3	1,3	2,5
		RW	3.4	2.9	3.3	1.4	1,2	2,4
		RW	4.6	3.4	3.3	1.5	1,4	2,2

#### 4. Übersicht der bearbeiteten Lokalitäten und Taxa

In der untenstehenden Tabelle 6 sind alle bearbeiteten süddeutschen Lokalitäten und Taxa chronologisch aufgelistet.

Tab. 6: Übersicht der bearbeiteten süddeutschen Lokalitäten und Taxa

Lokalität	Taxa	Code
Möhren 19,	Salamandra sansaniensis	BSP 1974 XXV 1990
Unter-Oligozän	Chelotriton paradoxus,	BSP 1974 XXV 1991-1992
Möhren 31,	Salamandra sansaniensis	BSP 1983 XV 608
Unter-Oligozän		
Weißenburg 8,	Chelotriton paradoxus	BSP 1966 XXXV 109
Unter-Oligozän		
Möhren 13,	Salamandra sansaniensis	BSP 1972 XI 3819-382
Mittel-Oligozän	Chelotriton, paradoxus,	BSP 1972 XI 3805-3808 u. 3816-3818
	Triturus-vulgaris-group	BSP 1972 XI 3810-3815
Ronheim 1,	Salamandra sansaniensis	BSP 1967 XVIII 2697
Mittel-Oligozän	Chelotriton paradoxus,	BSP 1967 XVIII 2696
Grafenmühle 9,	Salamandra sansaniensis	BSP 1982 XXVI 1
Unter-Miozän		
Erkertshofen 1,	Salamandra sansaniensis	BSP 1962 XIX 4202, 4203
Unter-Miozän	Chelotriton paradoxus	BSP 1962 XIX 4204
	Triturus-vulgaris-group	BSP 1962 XIX 4205, 4206
	Chioglossa meini	BSP 1962 XIX 4207
	Mioproteus caucasicus	BSP 1962 XIX 4208
Petersbuch 2,	Chelotriton paradoxus	BSP 1976XXII
Unter-Miozän		

#### 5. Diskussion

Fossilfunde können oft nur ein unvollständiges Bild früherer Lebensgemeinschaften vermitteln. Häufig stehen, wie auch im vorliegenden Fall, nur Teile des Skelettes zur Verfügung, während serologische oder ethologische Merkmale nicht herangezogen werden können. Dennoch ist es unter geeigneten Voraussetzungen möglich, aussagekräftige Ergebnisse zu erhalten. Dazu gehören zum einen das Vorhandensein möglichst vieler und vollständiger Skelettelemente, die einen umfangreichen Materialvergleich verschiedener Fundorte erlauben. Zum anderen ist der Vergleich mit rezentem Material von hoher Bedeutung – und für die Erlangung vertiefender Erkenntnisse unverzichtbar.

Die europäische Herpetofauna hat sich in ihren Grundzügen im Verlauf des Tertiärs herausgebildet (siehe Tab. 7); im oberen Pliozän sind bereits alle validen Gattungen nachweisbar (Böhme, 1991). Es ist bisher nicht möglich das Verschwinden einiger Gattungen aus Mitteleuropa genau zu datieren. Während Chelotriton nur bis zum Miozän belegt ist, existieren Mertensiella, Tylototriton, Salamandrina, und Pleurodeles auch heute noch in wärmeren Gebieten der Erde. Die hohen morphologischen und auch osteologischen Ähnlichkeiten zwischen Chelotriton einerseits sowie Tylototriton und Pleurodeles andererseits, deuten darauf hin, daß sich diese aus einer gemeinsamen Stammform entwickelt haben.

Für die Entwicklung der Artendiversität im Känozoikum Europas spielte das Klima eine wesentliche Rolle (s. Abb. 11). Neben den Temperaturen sind für die Urodelen die hygrischen

Tab. 7: Vorkommen der Caudata im Känozoikum Deutschlands; ergänzt nach Estes (1981)

	Salamandridae	Dicampto- dontidae	Batracho- sauridae	Proteidae	Cryptobran- chidae
Pleistozän	Salamandra Triturus			Proteus	
Pliozän	Salamandra Triturus				
Miozän	Salamandra Chioglossa Chelotriton Mertensiella Triturus				Orthophyiarias Mioproteus
Oligozän	Brachycormus Salamandra Chioglossa Chelotriton Triturus Palaeopleurodeles				
Eozän	Salamandra Chelotriton Tylototriton		Paleoproteus		
Paleozän		Geyeriella Wolterstorfiella			

Verhältnisse von hoher Bedeutung. Im Gegensatz zu den Anuren sind sie aufgrund ihres ungünstigen Oberflächen/Volumen-Quotienten hoher Austrocknungsgefahr ausgesetzt und in ariden Klimaten nicht überlebensfähig.

Ein vergleichbares Phänomen ist bei den Schlangen zu beobachten, einer Tiergruppe, die ebenfalls eine extrem große Oberfläche im Verhältnis zum Körpervolumen besitzt und daher im Vergleich mit anderen Reptiliengruppen relativ temperaturabhängig sind; so ist bei den meisten oligozänen Schlangen Deutschlands eine Verzwergung sowie eine Reihe von Anpassungen an grabende oder wühlende Lebensweise zu beobachten (Szyndlar & Böhme, 1993).

Während die Jahresmitteltemperatur in Mitteleuropa zu Beginn des Oligozäns mit ca. 20°C noch tropischen Verhältnissen entsprach, sank diese bis ins mittlere Oligozän drastisch, auf ca. 14°C ab. Ein erneuter Temperaturanstieg erreichte vor ca. 27 Mio. Jahren einen erneuten klimatischen Höhepunkt mit ca. 17°C Jahresmitteltemperatur (siehe Abb. 11). Am Übergang vom Oligozän zum Miozän sank die Temperaturkurve vor ca. 20 Millionen Jahren auf ca. 13°C im unteren Miozän ab und dürfte gerade noch einem mediterranen Klimatyp entsprochen haben. Daran anschließend setzte ein erneuter Temperaturanstieg ein, der vor ca. 17 Mio. Jahren seinen Höhepunkt bei etwa 16°C und feuchteren Verhältnissen im unteren Miozän erreichte, bevor im mittleren Miozän vor ca. 13 Mio. Jahren ein drastischer Temperaturabfall auf etwa 11°C einsetzte. Dieser Temperaturverlauf spiegelt sich in der Dynamik der Artendiversität und im Längenwachstum zahlreicher Reptilienarten wider (HALLER-PROBST, 1997).

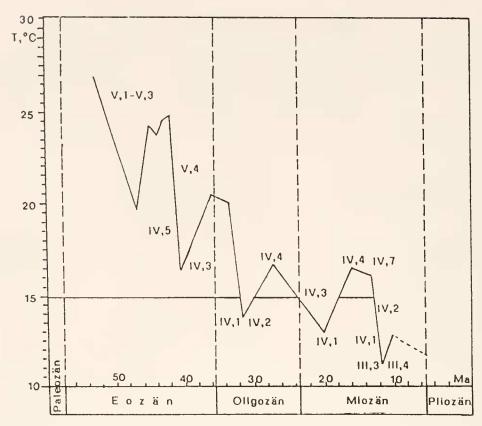


Abb. 11: Hypothetische Klimakurve der Jahresmitteltemperaturen mit Subklimaten für das Tertiär Mitteleuropas, sensu Wolffe (1994); Klimazonen: III,3 und III,4 = kühlgemäßigt) IV,1–IV,7 = subtropisch; V,1–V,4 = tropisch

Auch am untersuchten Urodelenmaterial werden ansatzweise Korrelationen zwischen Klimaverlauf und Größenwachstum sichtbar. So ist beispielsweise das Wirbelmaterial von Chelotriton paradoxus aus Petersbuch 2 und Erkertshofen 1, das jeweils altersmäßig mit dem untermiozänen Temperaturhoch korreliert, durchschnittlich 6,2 mm lang und damit 45% länger als die aus der mitteloligozänen Spaltenfüllung Möhren 13 stammenden Wirbel mit einer duchschnittlichen Länge von 3,4 mm. Das Alter der letztgenannten korreliert dagegen mit dem oligozänen Temperaturtief.

Vergleichbares ist bei *Mioproteus* erkennbar: das ältere Material stammt aus Erkertshofen (MN 4) und dürfte der Phase des Temperaturwiederanstiegs nach genanntem Tiefstand zu Beginn des Miozäns entstammen. Der Maximallänge der Rückenwirbel von 4,8 mm steht die mit 8,0 mm fast doppelte Länge des Materials aus den jüngeren Schichten MN 5 und MN 6 gegenüber (vgl. Estes & Schleich, 1994). Letztere stammen aus der wärmeren Phase gegen Mitte des Miozäns. Allerdings könnte es sich bei dem Material aus Erkertshofen auch um ein subadultes Tier gehandelt haben; dies kann – wie auch beim restlichen Material – aufgrund des geringen Materialumfangs nicht ausgeschlossen werden. Subadulte Tiere zeichnen sich generell neben der vergleichsweise geringeren Größe durch weniger prominent ausgebildete Gelenkköpfe und weniger stark ossifizierte Wirbel aus; da fossiles Material oft beschädigt oder fragmentär vorliegt, bleibt diese Differenzierung problematisch.

#### 6. Literatur

- BOHME, G. (1991): Kontinuität und Wandel känozoischer Herpetofaunen Mitteleuropas. Mitt. Zool. Mus. Berl.,1: 85–95; Berlin.
- BÖHME, G. (1983): Skelettreste von Amphibien (Urodela, Salienta) aus dem fossilen Tierbautensystem von Pisede bei Malchin. Wiss. Z. Humboldt-Univ., 32(6): 657–680; Berlin.
- Estes, R. (1981): Handbuch der Paläoherpetologie. Teil 2 Gymnophiona, Caudata. 115 S., Stuttgart, New York, G. Fischer-Verl.
- Estes, R. & Darevski, I. (1978): Fossil amphibians from the Miocene of the North Caucasus, U.S.S.R.-Journ. Palaeont. Soc. India (Orlov. Mem. Vol.) 20: 164–169.
- Estes, R. & H. H. Schleich (1994): New Material of *Mioproteus caucasicus* Estes & Darevsky from South German Localities. Cour. Forsch-Inst. Senckenberg, 173: 7–21; Frankfurt a.M.
- Frost, D. R. (ed.)(1985): Amphibian Species of the World: 553-618; Kansas, Allen Press Inc.
- Haller-Probst, M. (1997): Die Verbreitung der Reptilien in den Klimazonen der Erde unter Berücksichtigung känozoischer Vorkommen Europas. Cour. Forsch. Inst. Senckenberg 203; Frankfurt a. M., im Druck.
- HALLER-PROBST, M. & H. H. Schleich (1994): Vergleichende osteologische Untersuchungen an einigen Urodelen Eurasiens. Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg, 173: 23–77; Frankfurt a.M.
- HELLMUND, M. & W. BÖHME (1987): Zweiter Fund eines vollständigen Exemplares von *Chelotriton paradoxus* POMEL, 1853 aus dem Oberoligozän von Rott bei Bonn. Salamandra, 23(2/3): 142–152; Bonn.
- MLYNARSKI, M., SZYNDLAR, Z., ESTES, R. & B. SANCHIZ, (1984): Amphibians and reptiles from the pliocene locality of Weze II near Dzialosyn (Poland). Acta Palaeontologica Polonica, 29(3/4): 209–226; Warszawa.
- RIMPP, K. (1978): Salamander und Molche. 205 S. Stuttgart, Ulmer.
- Schleich, H. H. (1985): Zur Verbreitung tertiärer und quartärer Reptilien und Amphibien I. Süddeutschland. Münchner Geowiss. Abh., A (4): 67–149; München.
- SZYNDLAR, Z. & W. BÖHME (1993): Die fossilen Schlangen Deutschlands: Geschichte der Faunen und ihrer Erforschung.– Mertensiella, 3: 381–431; Bonn.
- TEEGE, M. J. (1959): Studien zur Entwicklung und Gestalt der Urodelenwirbel. Z. wiss. Zool., 160: 95–163; Leipzig.
- Westphal, F. (1980): Chelotriton robustus n.sp., ein Salamandridae aus dem Eozän der Grube Messel bei Darmstadt. Senck. leth., 60(4/6): 475–487; Frankfurt a.M.
- Wolfe, J. A. (1994): Tertiary Climatic Changes at Middle Latitudes of Western North America. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 108: 195–205; Amsterdam.

# Tafelerläuterung

#### Tafel 1

Salamandridae: Salamandra sansaniensis LARTET 1851 BSP 1962 XIX 4202 von links nach rechts: Atlas cranial, A. lateral, Praesacralwirbel ventral

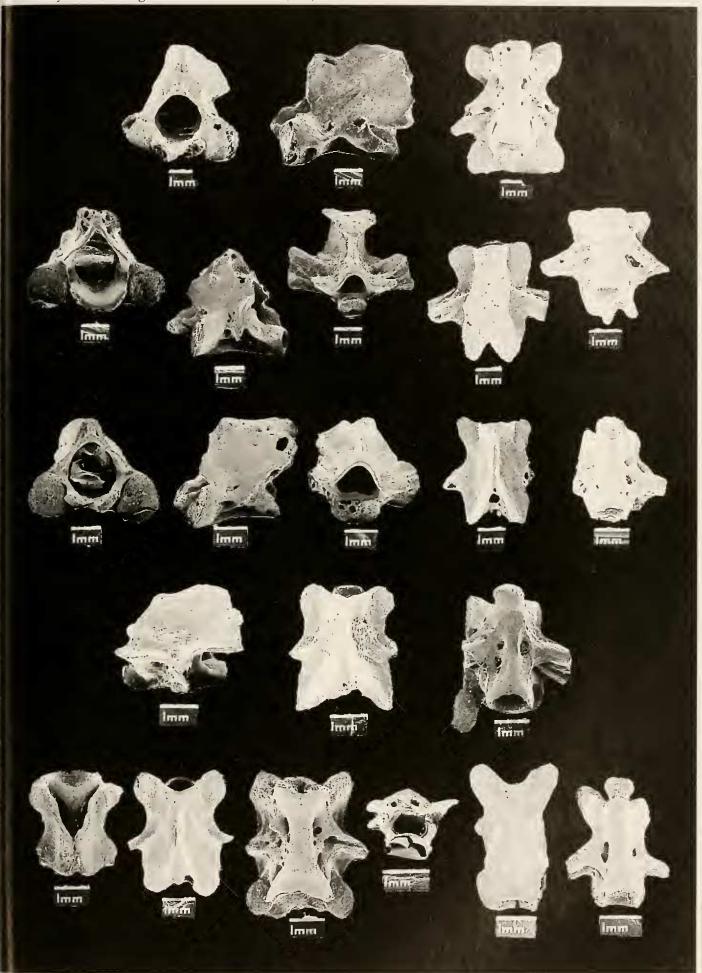
Salamandridae: Chelotriton paradoxus Pomel 1853 BSP 1972 XI 3805-3808

	von links nach rechts: Atlas cranial, A. lateral, Praesacralwirbel cranial, P. dorsal, P. ventral
3. Reihe:	Salamandridae: <i>Triturus-vulgaris</i> -Gruppe LINNAEUS 1758, <i>T. ?vulgaris</i> (LATASTE 1879) BSP1972 XI 3810-3815 von links nach rechts: Atlas cranial, A. lateral, Praesacralwirbel cranial, P. dorsal, P. ventral
4. Reihę:	Salamandridae: Triturus-vulgaris-Gruppe Linnaeus 1758, T. ?vulgaris (Linnaeus 1758) BSP 1962 XIX 4205 von links nach rechts: Praesacralwirbel lateral, P. dorsal, P. ventral
5. Reihe:	von links nach rechts: Proteidae: <i>Mioproteus caucasicus</i> Estes & Darevsky 1975 BSP 1962 XIX 4208: Atlas dorsal, Praesacralwirbel dorsal, P. ventral; Salamandridae: <i>Chioglossa meini</i> Estes & Hoffstetter 1976 BSP 1962 XIX 4207:, Praesacralwirbel cranial,

P. dorsal, P. ventral

1. Reihe:

2. Reihe:



MELITTA S. HALLER-PROBST: Salamandridae